BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

Caldasia 19(1-2): 323-329

COMUNIDADES DE BRIOFITOS REOFILICOS EN UN CAÑO DE MONTAÑA, EN SAN FRANCISCO, CUNDINAMARCA, COLOMBIA.

Edgar L. Linares-C.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A.A. 7495, Santafé de Bogotá, D.C. Colombia.

Steven P. Churchill

Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, MO 63166, U.S.A.

Resumen

Se estudió la vegetación de briófitos reofílicos en un caño de montaña, en el gradiente altitudinal entre 2450 y 2650 m. Se hallaron dos comunidades: una comunidad de *Thamnobryum fasciculatum* y *Monoclea gottschei* propia del interior del bosque y otra comunidad de *Brachythecium plumosum* y *Platyhypnidium aquaticum* de los potreros. Se registró la estructura, composición florística, los rasgos ecológicos y la distribución de las comunidades.

Palabras clave: Briófitos, reófilos, fitosociología, bosque andino.

Abstract

The rheophilic bryophyte vegetation of a montane stream between 2450-2650 m alt. near San Francisco, in the northwest of Cundinamarca, on the western slope of the Colombian Cordillera Oriental, was studied following the Zürich-Montpellier approach. Recognized were: 1) community of *Thamnobryum fasciculatum* and *Monoclea gottschei*, under forest, and 2) community of *Brachythecium plumosum* and *Platyhypnidium aquaticum*, outside the forest. The structure, floristic composition and ecological aspects were considered.

Key words: Bryophytes, rheophilous, Phytosociology, Andean Forest.

Introducción

En Colombia, la más alta diversidad de briófitos se concentra en la región Andina (Churchill 1991), favorecida por las características estructurales de los bosques de montaña, alta pluviosidad y humedad del aire y bajas temperaturas que dan como resultado baja evaporación (Van Reenen & Gradstein 1984). Los estudios sobre comunidades de briófitos en el país son escasos: Cleef (1981), en los páramos de la Cordillera Oriental, y Cleef et al. (1983), en la Cordillera Central (Transecto Parque Los Nevados), caracterizaron algunas comunidades de briófitos terrestres y acuáticos, Sanchez et al. (1989) estudiaron aspectos sinecológicos de la brioflora en depósitos turbosos de los páramos que rodean la Sabana de Bogotá y Wolf (1993a,b) estudió las comunidades de briófitos epífitos en los bosques andinos de la Cordillera Central. El término reófilo se usa aquí en el sentido de Dugand (1944, 1973), quien estudia por primera vez en el país este tipo de vegetación, que alcanza su máximo desarrollo asociada a aguas torrentosas, en las que el factor determinante residencial es de índole puramente mecánico, y determinado por la rapidez y violencia de la corriente acuática. Este tipo ecológico de vegetación hidrófila es llamada por Dugand Taquirreófila (Tachyrreophytia o Taquirreofitia). Recientemente, Schmidt-Mumm (1988a,b) revisó los esquemas clasificatorios de los biotipos y fisiotipos de la vegetación acuática tropical y resumió el estado actual de la investigación realizada en el país. La capacidad de los briófitos reofílicos para vivir parcial o totalmente sumergidos, ha generado diversos tipos de estudios relacionados con las adaptaciones fisiológicas (Glime & Vitt, 1984) y morfológicas (Vitt & Glime, 1984), los pigmentos como respuesta adaptativa a la polución (Peñuelas, 1984) o al stress (López & Carballeira, 1989) y la concentración de clorofila como respuesta adaptativa para la vida en el medio acuoso (Martín & Churchill, 1982). En los caños, quebradas y pequeños ríos de la región Andina es común hallar grandes masas de briófitos cubriendo la superficie de las rocas y barrancos. La única mención sobre comunidades de briófitos reofílicos en el país, en la franja ubicada por encima de los 3000 m de altitud, se halla en los estudios ya reseñados de Cleef (1981) y Cleef et al. (1983), quienes reconocieron la asociación *Philonoto-Isotachidetum serrulatae*, entre 3700 y 4350 m y la asociación *Dendrocryphaeo latifoliae-Platyhypnidietum riparioides*, entre 3000 y 3700 m.

Area de Estudio

El área de estudio se localiza en la vereda Sabaneta del municipio de San Francisco, al noroccidente de Cundinamarca, en el flanco occidental de la Cordillera Oriental, entre los 4° 58' y 4°52' de Latitud Norte y los 74°15' y 74°21' de Longitud Oeste. Esta franja, por la altitud, se encuentra en la zona de transición entre la selva subandina y la selva andina de Cuatrecasas (1958). Los aspectos florísticos de la vegetación vascular y la descripción del área han sido estudiados por Escallón et al. (1990). Los bosques se hallan distribuidos, principalmente, en terrenos con más de 25% de inclinación, presentan hasta 20 m de altura y se encuentran dominados por Lauráceas, Moráceas, Clusiáceas, Meliáceas y Melastomatáceas. Los cinturones de vegetación, en las áreas menos pendientes, se han reducido considerablemente para dar paso a la ganadería lechera, a la agricultura, a la silvicultura con especies exóticas (*Eucalyptus*) y, ahora, al cultivo de flores. En la zona de trabajo, en la que existe fuerte presión sobre los bosques naturales, se estudió la distribución y reemplazo de las comunidades de briófitos reofílicos a lo largo de un caño, desde el interior del bosque (2650 m) hasta la parte exterior del bosque, en un potrero (2450 m), sometido constantemente al pastoreo de ganado vacuno. El límite entre el bosque y el potrero es abrupto, sin ninguna etapa sucesional, y el caño en este sector se encuentra totalmente desnudo de vegetación vascular.

Métodos

El trabajo de campo fué realizado por el primer autor en mayo de 1990. Se estudiaron las rocas de un caño de aproximadamente un metro de ancho, a lo largo de 700 m de longitud, en un gradiente altitudinal comprendido entre 2450 y 2650 m; aproximadamente 400 m en el interior del bosque (12% de inclinación) y 300 m en el potrero (5% de inclinación). Para la caracterización de las microcomunidades vegetales se utilizó la metodología de la escuela Zürich-Montpellier (Braun-Blanquet, 1979). La tabla sinóptica se presenta de acuerdo a Wolf (1993a,b). A fin de comparar los efectos que sobre las microcomunidades de briófitos reofílicos tiene la destrucción del bosque, se estudiaron 25 rocas dentro del bosque y 22 rocas en el potrero, y en cada una de ellas se realizó un levantamiento de vegetación, para un total de 47 parcelas, mediante un cuadrante de 20x20 cm, en acetato transparente (Iwatski, 1960). Las formas de crecimiento se determinaron de acuerdo a Mägdefrau (1982) y Churchill & Linares (1995). Para la determinación del material herborizado se siguió a Hässel (1962), Fulford (1976), Jans (1979), Haarbrink (1981), Grolle (1984), Gradstein (1994), Uribe (1995) y Churchill & Linares (1995). Los exsicados bajo la numeración de EDGAR LINARES debidamente determinados se depositaron en el Herbario Nacional Colombiano (COL).

Resultados

En total, en el caño en estudio, se realizaron 47 levantamientos de vegetación de 20x20 cm (18.800 cm^2) y se registraron 43 especies de briófitos reofílicos: 1 antocerotal, 18 hepáticas y 24 musgos (pertenecientes a 25 familias). Todas las especies, excepto *Platyhypnidium aquaticum* (registrada por Cleef, en 1981, como *P. ripariodes*), se registran por primera vez para el país en estudios de comunidades reofílicas.

Todos los registros relacionados con las comunidades y la diversidad se encuentran consignados en la Tabla 1. La caracterización de la vegetación en el sector estudiado permitió reconocer dos comunidades:

Comunidad de *Thamnobryum fasciculatum* y *Monoclea gottschei*

Fisionomía: Esta comunidad estructuralmente presenta dos estratos: un estrato alto, de hasta 8 cm de altura, dominado exclusivamente por *Thamnobryum fasciculatum* (11%-95% de cobertura), en una masa alta, densa, con ejes erectos y un sistema de ramas horizontales (forma de crecimiento dendroide), y un estrato rasante, con alta riqueza de especies, en el que se incluyen las demás especies y dominado por *Monoclea gottschei* (con coberturas entre 11% y 66%), en forma de láminas horizontales, dicotómicas, hasta 10 cm de longitud, fuertemente unidas al sustrato (forma de crecimiento talosa).

Composición: La especie dominante de esta comunidad es *Thamnobryum fasciculatum*, en la mayoría de los casos con altos porcentajes de cobertura acompañada de *Monoclea gottschei*, con porcentajes de cobertura moderados. Además de las anteriores especies se encontraron *Plagiomnium rhynchophorum, Cyclodictyon albicans, Porotrichum filiferum, Mittenothamnium reptans* y *Lepidopilum longifolium*, registradas aproximadamente en el 40% de los levantamientos y en general con bajos porcentajes de cobertura.

Distribución y Ecología: Esta comunidad que cubre totalmente las rocas (100% de cobertura en la todos los levantamientos) crece sobre suelo limoso con altos contenidos de arena. Se registra únicamente en el sector del caño ubicado en el interior del bosque, dominado por ambientes húmedos y oscuros. *Thamnobryum fasciculatum* se encuentra ampliamente distribuido sobre las rocas, alcanzando en algunos lugares coberturas hasta de 0.5 metros cuadrados. *T. fasciculatum* es un musgo común en las rocas de caños de los bosques andinos (Churchill & Linares 1995), en tanto que *Monoclea gottschei* es una hepática talosa que crece indiferentemente sobre hojarasca, barrancos, rocas o epífita en el interior del bosque (Linares 1986, 1988).

Comunidad de *Brachythecium plumosum* y *Platyhypnidium aquaticum*

Fisionomía: Esta comunidad estructuralmente presenta un estrato rasante. Las especies dominantes son los musgos *Brachythecium plumosum* - con color amarillo dorado y coberturas entre 12% y 41% -con un sistema de tallos primarios rastreros, horizontales sobre el sustrato y ramas laterales entretejidas, erectas y cortas (forma de crecimiento en tapetes = tapetes toscos o esteras toscas), distribuida fuera del agua, y *Platyhypnidium aquaticum* - con color verde dorado y coberturas entre 8 y 48% - con forma de crecimiento similar al anterior aunque con las ramas laterales en un solo plano (forma de crecimiento en tapetes = tapetes lisos o esteras lisas), distribuida dentro del agua y parcialmente adherida a la roca. De todas las especies de esta comunidad únicamente *P. aquaticum* flota parcialmente.

Composición: La especie dominante de esta comunidad es *Brachythecium plumosum*, con porcentajes de cobertura moderados y acompañada por *Platyhypnidium aquaticum*, también con porcentajes de cobertura moderados. Además de las anteriores se encontró a *Bryum limbatum, Marchantia polymorpha* y *Plagiochila* (SF54) en muy pocos levantamientos, con bajos porcentajes de cobertura.

Distribución y Ecología: Esta comunidad se distribuye sobre suelo arenoso, en la zona de contacto con el agua, parcialmente sumergida y parcialmente emergente, de tal manera que la mayor parte de la roca se encuentra desnuda. Se registra en el sector del caño

Tabla 1. Tabla sinóptica de las comunidades reofílicas halladas en el sector del bosque y en el sector del potrero de un caño de montaña, en San Francisco, Cundinamarca.

Comunidades reofílicas	BOSQUE				POTRERO			
No. cuadrados en la comunidad	25				22			
Area de cada cuadrado (cm^2)	400				400			
No. total taxa por comunidad	30				22			
Altitud (msnm)	2480-2650				2450-2480			
	F	%	Cobertura		**F**	%	Cobertura	
	%	-	**prom**	+	%	-	**prom**	+
Comunidad de Thamnobryum fasciculatum - Monoclea gottschei								
Thamnobryum fasciculatum (Hedw.) I. Sastre	**98**	11	53	95				
Monoclea gottschei Lindb.	**60**	15	29	66				
Plagiomnium rhynchophorum (Hook.) T.J. Kop.	**44**	3	9	26				
Cyclodictyon albicans (Hedw.) Kuntze	**44**	1	2	4				
Porotrichum filiferum Mitt.	**28**	2	4	6				
Mittenothamnium reptans (Hedw.) Cardot	**24**	3	7	35				
Lepidopilum longifolium Hampe	**12**	+	<1	1				
Comunidad de Brachythecium plumosum - Platyhypnidium aquaticum								
Brachythecium plumosum (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel					**50**	12	24	41
Platyhypnidium aquaticum (A. Jaeger) M. Fleisch.					**36**	8	22	48
Bryum limbatum Müll. Hal.					**18**	3	6	9
Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch, Schimp. & W. Gümbel					**27**	2	4	9
Marchantia polymorpha L.					**14**	21	14	43
Plagiochila (SF54)					**14**	3	14	12
Especies acompañantes								
Megaceros vincentianus (Lehm. & Lindenb.) D. Campb.	**44**	21	38	63	**36**	1	3	6
Lophocolea coadunata (Swartz) Nees	**8**	1	4	3	**27**	2	5	12
Hygrohypnum reduncum (Mitt.) N. Nishim.	**32**	2	7	11	**9**	2	2	3
Zelometeorium patulum (Hedw.) Manuel	**28**	+	1	3	**9**	2	2	2
Symphyogyna brongniartii Mont.	**32**	3	6	16	**4**	1	1	1
Trachyxiphium guadalupense (Brid.) W.R. Buck	**16**	+	1	2	**4**	2	2	2
Dicranolejeunea axillaris (Nees & Montagne) Schiffner	**8**	3	1	3	**4**	4	4	4
Rhynchostegium scariosum (Taylor) A. Jaeger	**16**	1	1	2	**27**	5	11	23
Accidentales								
Lepidopilum tortifolium Mitt.	**8**	+	1	3				
Lepidopilum inflexum Mitt.	**8**	1	1	1				
Plagiochila (SF47)	**8**	3	3	3				
Plagiochila (SF23)	8	2	3	5				
Riccardia (SF21)	8	2	3	4				
Trachyxiphium subfalcatum (Hampe) W.R. Buck	**8**	1	1	1				
Racopilum tomentosum (Hedw.) Brid.	**4**	+	<1	+				
Fissidens crispus Mont.	**4**	3	3	3				
Metzgeria decipiens (Massal.) Schiffner & Gottsche	**4**	1	1	1				
Squamidium nigricans (Hook.) Broth.	**4**	+	<1	+				
Metzgeria rufula Spruce	**4**	+	<1	+				
Neckera chilensis Schimp. ex Mont.	**4**	1	1	1				
Telaranea nematodes (Gottsche ex Austin) Howe	**4**	+	<1	+				
Metzgeria albinea Spruce	**4**	2	2	2				
Metzgeria fruticola Spruce	**4**	+	<1	+				
Radula episcia Spruce	**9**	2	2	3				
Heteroscyphus contortuplicatus (Nees & Mont.) Grolle	**9**	3	4	6				
Frullania arecae (Spreng.) Gottsche					**9**	6	14	21
Lindigianthus cipaconeus (Gottsche) Kruijt & Gradstein					**4**	3	3	3
Bryum capillare Hedw.					**4**	2	2	2
Porotrichum lindigii (Hampe) Mitt.					**4**	+	<1	+
Bryoerythrophyllum campylocarpum (Müll. Hal.) H.A. Crum					**4**	11	11	11
Clasmatocolea vermicularis (Lehm.) Grolle					**4**	3	3	3

F = Frecuencia relativa de las especies, **-** = valor mínimo de cobertura para cada especie, **prom** = valor promedio de cobertura para cada especie, **+** = valor máximo de cobertura para cada especie.

ubicado fuera del bosque, en el potrero, caracterizado directamente por la influencia del macroclima regional. *Brachythecium plumosum* y *Platyhypnidium aquaticum* crecen en sitios abiertos sobre rocas en cursos de agua de la zona andina (Churchill & Linares 1995).

Discusión

Las comunidades de briófitos reofílicos estudiados en Sabaneta se pueden asignar a dos ambientes ecológicamente diferentes: el interior de bosque y el exterior del bosque (potrero). Esta primera división obedece esencialmente a factores climáticos asociados a la presencia de cinturones de bosques a lo largo del caño o a su ausencia (destrucción). Dentro del bosque predominan condiciones caracterizadas por alta humedad, baja radiación solar y bastante sombra, en tanto que el potrero es afectado directamente por el macroclima regional, con predominio de altas temperaturas, alta radiación, alta velocidad del viento y baja humedad ambiental.

La comunidad de *Thamnobryum fasciculatum* y *Monoclea gottschei*, que crece en el interior del bosque, es la vegetación con dos estratos más extensamente distribuida sobre las rocas y constituye un ejemplo de vegetación reofílica dominante en ambientes poco iluminados y con altos niveles de humedad ambiental. Por el contrario la comunidad de *Brachythecium plumosum* y *Platyhypnidium àquaticum*, que crece en el potrero, representa una fase muy intervenida, en la que la desaparición del bosque da paso a especies heliófilas, distribuidas en un estrato, que logran sobrevivir formando un cinturon de vegetación alrededor de las rocas, en la zona de contacto con el agua.

Las comunidades de briófitos reofílicos estudiadas permiten comparar los efectos que sobre ellas ejerce la destrucción y desaparición de los bosques en los que se hallan los hábitats (rocas + microclima) que permiten su establecimiento y desarrollo. En el interior del bosque predomina una comunidad ampliamente distribuida sobre la superficie de las rocas, con tamaños poblacionales grandes, que tiene como límite de crecimiento el espejo de agua del caño. Por el contrario, fuera del bosque, en el potrero, la situación cambia radicalmente; aunque existe parte del hábitat (las rocas), impera el macroclima regional y ahora la comunidad crece muy dispersa, con poblaciones pequeñas que logran sobrevivir en la zona de contacto con el agua, dejando desnuda más del 90% de la superficie de las rocas. Esta comunidad tiene un comportamiento de tipo diferente: tolera variaciones en la humedad ambiental, producto de la fase invierno-verano; se distribuye en microhábitats en donde la desecación no disminuye por debajo de niveles críticos (Patterson, 1964) debido al contacto permanente con la corriente de agua; las plantas emergentes y las constantemente expuestas al sol, soportan períodos de sequía, posiblemente por su tamaño reducido (During, 1979) y por la pigmentación de las hojas (colores amarillo dorados, verde dorados o rojo oscuros), lo que las hace xerotolerantes.

La presión demográfica sobre los ambientes naturales ocasiona la transformación del paisaje con la consecuente pérdida de la diversidad biológica (White, 1979; Turner et al., 1989), pero a su vez, origina hábitats de origen antrópico que son ocupados por especies pioneras, de caracter secundario y heliófilas, asociadas a zonas perturbadas.

En resumen, las comunidades de briófitos reofílicos estudiadas están afectadas por varias clases de factores climáticos y ambientales, y su distribución tiene relación con la distribución de los bosques, que están afectados por diferentes tipos de presiones, que originan variación en los factores microclimáticos.

Agradecimientos

A César Escallón por su apoyo en la fase de campo; al Jardín Botánico de Bogotá "José Celestino Mutis" y a Colciencias por el apoyo económico (Proyecto No. 2205-07-001-85) y a Antoine M. Cleef y Orlando Vargas por sus valiosos comentarios.

Literatura Citada

BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología:* Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Editorial Blume, 820 pp. Madrid.

CHURCHILL, S.P. 1991. Tha floristic composition and elevational distribution of Colombian mosses. Bryologist 9:1-4.

CHURCHILL, S.P. & E.L. LINARES C. 1995. Prodromus Bryologiae Novogranatensis: Introducción a la Flora de Musgos de Colombia. Biblioteca "José Jerónimo Triana" No. 12, Vol. 1 y 2. Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, 924 pp., Bogotá.

CLEEF, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae, J. Cramer, 61:320 pp. Vaduz.

CLEEF, A.M., O. RANGEL CH. & S. SALAMANCA. 1983. Reconocimiento de la vegetación de la parte del Transecto Parque Los Nevados. Pp. 150-173. En: T. van der Hammen, A.Pérez P. & P. Pinto (eds.). *La Cordillera Central Colombiana Transecto Parque los Nevados (Introducción y datos iniciales. Studies on Tropical Andean Ecosystems.* J. Cramer. Vaduz.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 10(40):221-264.

DUGAND G., A. 1944. Nuevos conceptos biotipológicos y ecológicos en la Hydrophytia, y breve sinopsis de la flora Podostemonácea de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc.6(21): 28-31.

DUGAND G., A. 1973. Elementos para un curso de Geobotánica en Colombia. Cespedesia 2(6-8):139-476.

DURING, H.J. 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. Lindbergia 5:2-18.

ESCALLÓN E., C., E.L. LINARES C. & R. SÁNCHEZ. 1990. Estudio preliminar de los reductos representativos de los bosques andinos del departamento de Cundinamarca: cuenca del Ríonegro. Informe Técnico, Colciencias (inédito). Bogotá, 108 pp.

FULFORD, M. 1976. Manual of the Leafy Hepaticae of Latin America- Part IV. Mem. New York Bot. Gard. 11(4):393-535.

GLIME, J.M. & D.H. VITT. 1984. The physiological adaptations of aquatic mosses. Lindbergia 10:41-52.

GRADSTEIN, S.R. 1994. Lejeuneaceae: Ptychantheae, *Brachiolejeuneae.* Flora Neotropica Monograph 62:1-216.

GROLLE, R. 1984. Miscellanea Hepaticologica. J. Hattori Bot. Lab. 55:501-511.

HAARBRINK, J. 1981. Studies on Colombian Cryptogams XI. High Andean species of *Frullania* subg. *Chonanthelia* (Hepaticae). Lindbergia 7:45-57.

HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G.G. 1962. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de La Argentina. Opera Lilloana VII:1-297.

IWATSUKI, Z. 1960. The epiphytic bryophyte communities in Japan. J. Hattori Bot. Lab. 22:159-339.

JANS, E. 1979. Studies on Colombian Cryptogams VI. High Andean species of *Radula* (Hepaticae). Proc. Kon. Ned. Ak. Wet. Ser. C. 82(4):421-432.

LINARES C., E.L. 1986. Estudio taxonómico y ecológico de la brioflora en la franja altoandina de El Tablazo, Cundinamarca. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Colombia. 308 pp. Bogotá.

LINARES C., E.L. 1988. Briófitos y líquenes epifíticos de la cuenca del río Súbia, Cundinamarca. Perez-Arbelaezia 2(6-7):95-107.

LÓPEZ, J. & A. CARBALLEIRA. 1989. A comparative study of pigment contents and response to stress in five species of aquatic bryophytes. Lindbergia 15:188-194.

MÄGDEFRAU, K. 1982. Life-forms of Bryophytes. Pp. 45-58. En: A.J.E. Smith (ed.). Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, London.

MARTIN, C.E. & S.P. CHURCHILL. 1982. Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas. J. Bryol. 12:297-304.

PATTERSON, P.M. 1964. Problems presented by bryophytic xerophytism. Bryologist 67: 390-396.

PEÑUELAS, J. 1984. Pigments of aquatic mosses of the river Muga, EN Spain, and their response to water pollution. Lindbergia 10:127-132.

SÁNCHEZ M., R., O. RANGEL CH. & J. AGUIRRE C. 1989. Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental IV. Aspectos sinecológicos de la brioflora de los depósitos turbosos paramunos de los alrededores de Bogotá. Caldasia 16(76):41-57.

SCHMIDT-MUMM, U. 1988a. Notas sobre la vegetación acuática de Colombia. I: Estructura. Rev. Fac. Cienc. Universidad Javeriana 1(2):107-122.

SCHMIDT-MUMM, U. 1988b. Notas sobre la vegetación acuática de Colombia. II: Fisionomía. Rev. Fac. Cienc. Univ. Javeriana 1(3):85-120.

TURNER, M.G., R.H. GARDNER, V.H. DALE & R.V. O'NEILL. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. Oikos 55:121-129.

URIBE M, J. 1995. Las especies colombianas del género *Symphyogyna* (Hepaticae: Pallaviciniaceae). Caldasia 17:429-458.

VAN REENEN, G.B.A. & S.R. GRADSTEIN. 1984. Análisis de la vegetación de briófitas en el transecto Buritaca-La Cumbre. Pp. 189-202. En: T. van der Hammen & P.M. Ruíz (eds.). *Studies on Tropical Andean Ecosystems,* vol. 2. J. Cramer.

VITT, D.H. & J.M. GLIME. 1984. The structural adaptations of aquatic Musci. Lindbergia 10:95-110.

WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 45(3): 229-299.

WOLF, J.H.D. 1993a. Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes. I. Lower montane communities. Pp. 19-84. En: *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests*, Colombia. Amsterdam.

WOLF, J.H.D. 1993b. Epiphyte communities of tropical montane rain forest in the northern Andes. II. Upper montane communities. Pp. 85-138. En: *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests*, Colombia. Amsterdam.